

COMPOSITION BIOCHIMIQUE DU ZOOPLANKTON DE LA MER DU NORD. APPROCHE ÉCOLOGIQUE

par

J. H. HECQ et A. GASPAR

Labor. de Biologie générale,
Université de Liège, Quai Van Beneden, 22
B-4020 Liège

RÉSUMÉ

Les changements des concentrations en chlorophylle et en zooplancton ont été étudiés en relation avec le contenu biochimique du zooplancton (protéines, lipides et sucres). La biomasse du zooplancton montre un pic au printemps et un autre en automne dans la zone du large et seulement un pic au printemps dans la zone côtière.

Le zooplancton et le phytoplancton sont distribués sous forme de deux taches (le zooplancton au large et le phytoplancton le long des côtes). La teneur lipidique maximale s'observe dans la région centrale, entre les deux taches, suggérant une grande activité nutritionnelle à cet endroit. Le contenu lipidique augmente du printemps à l'automne et diminue à la fin de l'hiver, juste avant le bloom du printemps.

SUMMARY

Seasonal changes in chlorophyll and zooplankton concentrations have been studied in relation with biochemical content (protein, lipid and carbohydrate). Zooplankton biomass shows a peak in spring and another one in autumn in the offshore area and only one peak in spring in the coastal area.

Zooplankton and phytoplankton are distributed in two patches (zooplankton offshore and phytoplankton coastal). The maximal lipid content was observed in the central area between the two patches suggesting a high nutritional activity in this area.

Lipid content of zooplankton is increasing from spring to autumn and decreasing in the end of winter, just before the spring bloom.

INTRODUCTION

Les schémas traditionnels de la chaîne trophique planctonique marine admettent généralement des relations directes et instantanées entre le phytoplancton et le zooplancton herbivore (HARVEY 1950; RILEY 1970; PARSONS et LEBRASSEUR 1970). Ces schémas trophiques peuvent s'appliquer globalement sur une grande échelle de temps et d'espace dans le Pas de Calais (HECQ 1975) et en mer du Nord (CIPS 1977) où la moitié du zooplancton est herbivore et l'autre omnivore (HECQ 1975).

Cependant, plusieurs tentatives de corrélations instantanées de la biomasse zooplanctonique à la biomasse phytoplanctonique se sont soldées par un échec

(NIHOUL *et al.*, 1972). En effet, en un endroit donné, les maxima d'abondance des différents niveaux trophiques (producteurs herbivores, carnivores) se succèdent avec un écart d'une dizaine de jours au minimum (HECQ, 1976). Or le temps de turnover du phytoplancton n'est que de trois jours. On ne peut donc expliquer pourquoi le maximum de biomasse zooplanctonique apparaît seulement dix jours plus tard, si seule cette matière organique végétale est utilisée immédiatement pour la production.

D'autre part, le taux respiratoire du zooplancton s'est révélé, à plusieurs reprises, supérieur au taux de production primaire et à fortiori, au taux de grazing sur phytoplancton (exprimé en mg C/mg C/J) (HECQ, 1973). Ceci suggère que le zooplancton puisse utiliser soit de la matière organique particulaire ou soluble, non vivante, soit de la matière organique stockée sous forme de réserves métaboliques. Cette hypothèse fait l'objet de la présente approche où les teneurs en constituants biochimiques simples ont été mesurées au cours d'une année sur du zooplancton récolté dans le sud de la mer du Nord.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le zooplancton a été prélevé en 20 points le long de la côte belge (fig. 2) une fois par mois, de janvier 1979 à février 1980. Les prélèvements de zooplancton ont été réalisés à la pompe, à bord des navires de la Force Navale Belge, et 1 m³ d'eau de mer a été filtré sur un filet de 50 µm de vide de maille; les échantillons ont été stockés à bord, au surgélateur (—18° C), et les dosages effectués au laboratoire dans un délai de quelques semaines.

La température, la salinité ont été mesurées également. La teneur en chlorophylle a été déterminée par spectrophotométrie (STRICKLAND et PARSONS, 1968).

Au laboratoire, les échantillons sont décongelés et fractionnés d'une part pour la numération des espèces, et d'autre part pour la détermination des différents constituants biochimiques.

Les protéines sont extraites par une solution de NaOH 2 N pendant 1 heure à 100° C. L'extrait est ensuite neutralisé par une solution de HCl 2 N. La quantité de protéines est dosée selon la méthode de SCHACTERLÉ et POLLACK (1973) en utilisant l'albumine de bœuf comme étalon.

Les sucres sont extraits par une solution d'acide trichloracétique 10 % pendant 1 heure à 100° C. La quantité de sucre est dosée selon la méthode de DUBOIS *et al* (1956) en utilisant le glucose comme étalon.

Les lipides sont extraits par homogénéisation à l'ultra-Turrax dans le mélange chloroforme-méthanol 2/1 (FREEMAN *et al.*, 1957) pendant 2 heures à 20° C et la nuit à 4° C. L'extrait filtré est purifié des substances non lipidiques par la méthode de FOLCH *et al.* (1956). La quantité de lipides est ensuite dosée par la méthode de MARSH et WEINSTEIN (1966) en utilisant l'acide stéarique comme étalon.

La mesure de la teneur en chlorophylle des extraits de zooplancton dans le chloroforme a permis d'estimer la valeur de la biomasse végétale dans ces échantillons.

Le poids sec est déterminé après déshydratation pendant 24 heures dans une étuve à 100° C et refroidissement dans un dessiccateur.

Les résultats sont exprimés sous forme de graphiques. L'ensemble des données tant biotiques que abiotiques fera l'objet d'une autre communication (HECQ, GASPAR, PICARD 1981).

Le poids sec et le « poids organique » (P.O.) sont exprimés en mg par m³. Le poids organique est posé ici égal à la somme des protéines, sucres et lipides. Il faut remarquer que dans ce calcul, on néglige la chitine et les acides aminés libres, ce qui représente une sousestimation de 10 % environ. Les teneurs en protéines, sucres et lipides sont exprimées en % du poids organique (P.O.).

RÉSULTATS

L'étude faunistique du zooplancton montre que la majorité des espèces sont des Copépodes. *Temora longicornis*, *Acartia clausi* et *Pseudocalanus elongatus* constituent 90 à 95 % du zooplancton. Les proportions entre les différentes espèces sont pratiquement constantes pendant toute l'année et en tous les points du réseau.

La biomasse globale présente des variations. L'évolution moyenne de cette biomasse (poids organique) zooplanctonique au cours de l'année (Fig. 1, courbe 2 pointillée) montre un pic important en juin (500 mg/m³) et un autre en octobre (350 mg/m³). Ces pics font suite à des poussées phytoplanctoniques en avril-mai (18 mg chl. a/m³) et en octobre (9 mg chl. a/m³). Ces poussées ont lieu aux époques de variations maximales de température.

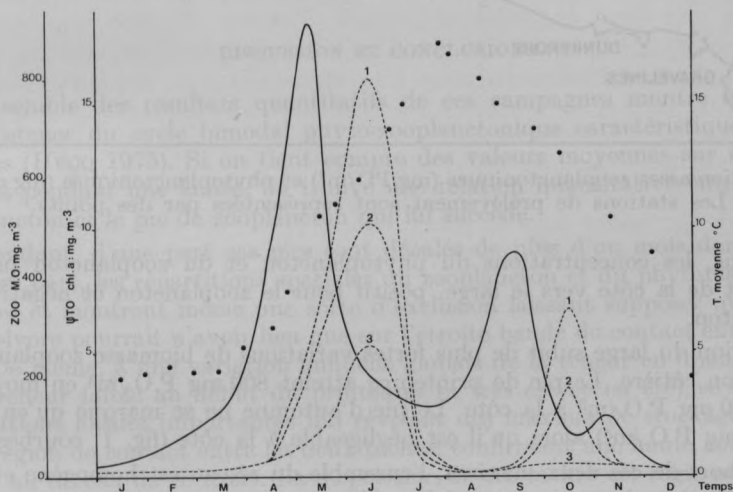


Fig. 1. — Évolution de la biomasse zooplanctonique (pointillé) et phytoplanctonique (trait plein) le long de la côte belge en 1979. La courbe 2 représente les valeurs moyennes de l'ensemble du réseau et les courbes 1 et 3 respectivement celles de la région du large et de la région côtière. Les points représentent les valeurs moyennes de température.

On remarque une variabilité importante des mesures de biomasse sur l'ensemble du réseau; elle est due à une très grande différence entre deux groupes de valeurs homogènes : les valeurs obtenues dans la région côtière et celles obtenues au large. En effet, les mesures réalisées au mois de juin (fig. 2) montrent que le zooplancton a une biomasse (P.O.) élevée au large (797 ± 177 mg/m³) et faible à la côte (252 ± 120 mg/m³); par contre, la situation est inverse pour le phytoplancton : les concentrations en chlorophylle a présentent un maximum au niveau de l'estuaire de l'Escaut (6 mg chl. a/m³).

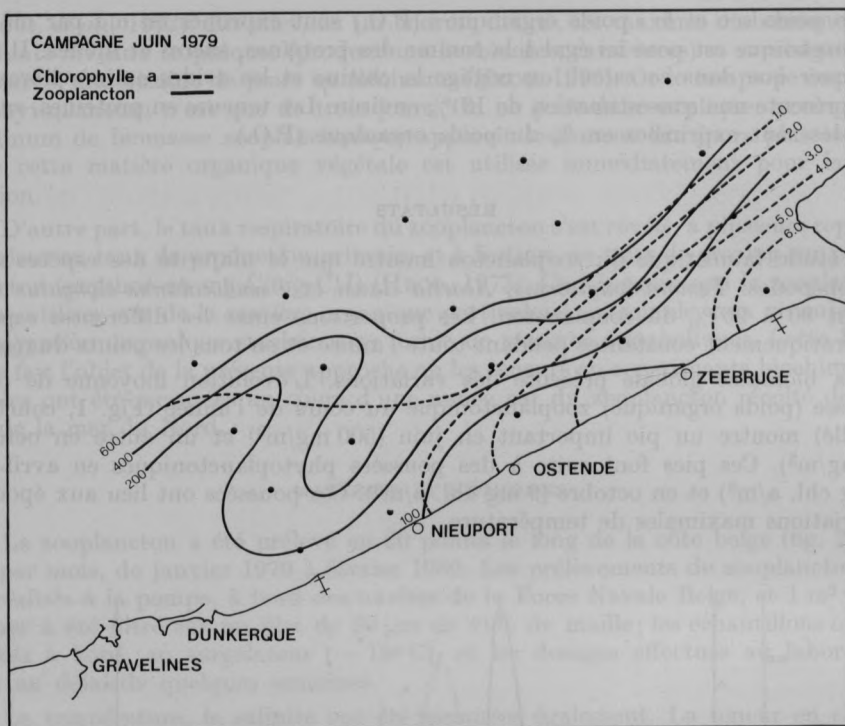


Fig. 2. — Biomasses zooplanctoniques (mg PO/m³) et phytoplanctoniques (mg chl a/m³). Les stations de prélèvement sont représentées par des points.

De plus, les concentrations du phytoplancton et du zooplancton présentent un gradient de la côte vers le large, positif pour le zooplancton et négatif pour le phytoplancton.

La région du large subit de plus fortes variations de biomasse zooplanctonique que la région côtière. Le pic de printemps atteint 800 mg P.O./m³ en moyenne au large et 250 mg P.O./m³ à la côte. Le pic d'automne ne se marque qu'en zone du large (250 mg P.O./m³) alors qu'il est négligeable à la côte (fig. 1, courbes 1 et 3).

En dehors de ces deux maxima, l'ensemble du réseau est homogène et les biomasses zooplanctoniques restent négligeables.

En ce qui concerne le contenu biochimique des organismes zooplanctoniques (fig. 3), la teneur moyenne en protéines est relativement constante pendant toute l'année (35-45 %). Les concentrations en sucres sont élevées en avril-mai (20-30 % du P.O.), diminuent nettement en juin et se maintiennent aux environs de 3 %. Les lipides présentent une valeur croissante du mois de février au mois d'octobre, puis diminuent (nous disposons cependant de peu de valeurs hivernales permettant de comprendre la liaison entre les valeurs extrêmes et les relations avec les sucres).

Du point de vue spatial, au mois de juin par exemple, les teneurs moyennes en lipides sont pratiquement semblables au large et à la côte (52 %); par contre de plus hautes teneurs (65 %) sont observées à la limite entre ces deux régions. Les teneurs en protéines varient peu. En zone côtière, les teneurs en sucres sont plus élevées, compte tenu de la quantité de phytoplancton présente à cet endroit.

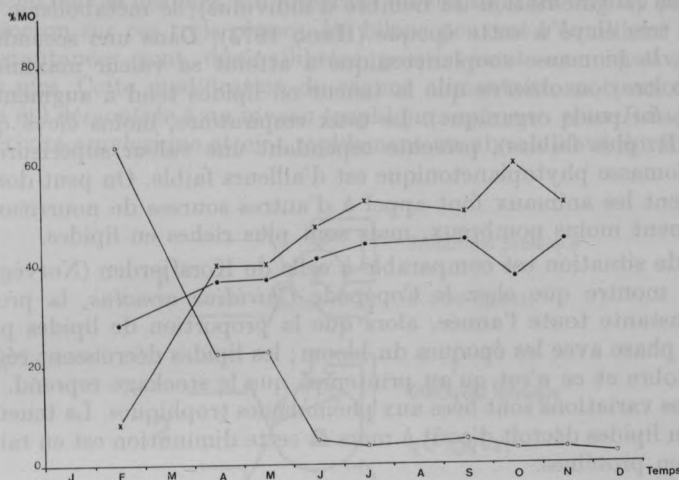


Fig. 3. — Teneur moyenne mensuelle en protéines (●), sucres (○) et lipides (×) exprimées en % de la matière organique totale (P.O.).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'ensemble des résultats quantitatifs de ces campagnes montre une fois de plus l'existence du cycle bimodal phyto-zooplanctonique caractéristique des mers tempérées (HECQ 1975). Si on tient compte des valeurs moyennes sur une grande surface et pendant une année, on trouve une relation quantitative entre le pic de phytoplancton et le pic de zooplancton qui lui succède.

Cependant, d'une part ces pics sont décalés de plus d'un mois dans le temps et, d'autre part, les répartitions spatiales du zooplancton et du phytoplancton sont différentes et montrent même une sorte d'exclusion laissant supposer que la nutrition herbivore pourrait n'avoir lieu que sur l'étroite bande de contact entre les deux taches. De même, à une variation annuelle globale de la teneur en lipides des organismes (teneur faible au début du printemps et très élevée en été), se superposent des variations locales importantes qui révèlent des maxima de stockage de lipides dans la région de contact entre les deux taches, confirmant une haute activité nutritionnelle au niveau de ce front. La disposition de ces taches est régie par le régime hydrologique au large de la côte belge (NIHOUL et RONDAY 1974a et b; HECQ 1979) : l'eau chargée de nutriments, sortant de l'Escaut est emportée vers le sud dans un mouvement de gyre résiduelle. La teneur en sucres totaux à partir du mois de juin est constante ($\pm 3\%$), en accord avec la littérature (RAYMONT et CONOVER 1961; MAYZAUD et MARTIN 1975; BÄMSTEDT 1978; HECQ, GASPARD et DAUBY 1981).

Au début du printemps par contre, cette teneur est exceptionnellement élevée à la côte, avec une valeur de 20 % du poids organique, et est liée vraisemblablement à la présence d'un phytoplancton abondant qui peut représenter 40 % de l'échantillon.

Si on tient compte de l'ensemble des données, on voit qu'au début du printemps, alors que le pic phytoplanctonique est maximum, la biomasse animale totale est faible mais les protéines représentent un pourcentage élevé du poids organique. La nourriture serait directement utilisée pour la protéogénèse (croissance) et pour

la reproduction (augmentation du nombre d'individus); le métabolisme respiratoire est d'ailleurs très élevé à cette époque (HECQ 1973). Dans une seconde phase, en fin de bloom, la biomasse zooplanctonique a atteint sa valeur maximale et commence à décroître; on observe que la teneur en lipides tend à augmenter (jusqu'à près de 50 % du poids organique). Le taux respiratoire, moins élevé qu'en début de bloom (Q.R. plus faibles), présente cependant une valeur supérieure à celle du grazing; la biomasse phytoplanctonique est d'ailleurs faible. On peut donc imaginer qu'à ce moment les animaux font appel à d'autres sources de nourriture. Les animaux deviennent moins nombreux, mais sont plus riches en lipides.

Ce type de situation est comparable à celle de Korsfjorden (Norvège) où BÅMSTEDT (1978) montre que chez le Copépode *Chiridius armatus*, la proportion de sucres est constante toute l'année, alors que la proportion de lipides présente des variations en phase avec les époques du bloom; les lipides décroissent régulièrement à partir d'octobre et ce n'est qu'au printemps que le stockage reprend. Cet auteur suggère que ces variations sont liées aux phénomènes trophiques. La teneur moyenne individuelle en lipides décroît d'août à mars et cette diminution est en raison inverse de la teneur en protéines.

CONOVER et CORNER (1968) ont déterminé les contenus lipidiques de *Calanus finmarchicus* et de *Metridia longa* dans le Golfe du Maine, de septembre à mai: on remarque que le contenu lipidique de l'espèce herbivore *Calanus finmarchicus* est toujours plus élevé que celui de l'espèce carnivore *Metridia longa* et que ces lipides décroissent progressivement, durant l'hiver, chez les deux espèces.

Enfin, CORNER et COWEY (1968) et LEE, HIROTA et BARNETT (1971) ont montré chez différentes espèces de Crustacés que le coefficient d'utilisation des lipides était variable: *Calanus finmarchicus*, qui peut stocker jusqu'à 40 % de son poids sec en lipides, n'utilise, lors d'un jeûne expérimental, que 1 à 2 % de ces lipides par jour alors que des espèces omnivores, telles que *Acartia clausi*, consomment 60 % de leur poids de lipides dans le même temps. Il semble donc que les herbivores contrôlent la combustion de leurs lipides de manière plus rationnelle que les carnivores.

En conclusion, on pourrait généraliser les relations trophiques zooplanctoniques de la manière suivante. Lors des maxima phytoplanctoniques, de faibles quantités de zooplancton (fig. 4) se nourrissent abondamment des végétaux (grazing important) et leur taux respiratoire est élevé ($> 1 \text{ mg C/mg C/J}$); une grande partie de l'énergie ingérée (sucres) est utilisée pour la production protéinique (croissance et reproduction) (= phase 1). Pendant cette phase, l'activité amylasique serait la plus élevée; BOUCHER et SAMAIN (1974) ont d'ailleurs montré la relation étroite existant entre grazing et activité amylasique. Après le maximum phytoplanctonique, le zooplancton herbivore atteint son maximum de biomasse et commence à stocker les lipides (phase 2). Ces lipides sont stockés sous forme de gouttelettes contenant principalement des acides gras polyinsaturés à longues chaînes (CHAPPELLE *et al.*, 1979).

Après la disparition du phytoplancton, les herbivores modifieraient leur bagage enzymatique, ce qui leur permettrait d'utiliser une autre source de nourriture, par exemple les matières organiques dissoutes ou particulières vivantes ou non, résultant de la dégradation du phytoplancton, ou d'origine exogène (phase 3). Et enfin, en hiver, en absence de toute source de nourriture, les animaux utiliseraient les réserves de lipides constituées au printemps et en automne à la fin des poussées phytoplanctoniques (phase 4). Chez les herbivores, l'utilisation des lipides serait adaptative et la période de jeûne serait un moyen d'étaler la durée d'utilisation du stock phyto-

planctonique en dehors des pics. En intégrant les stocks et les flux du phytoplancton et du zooplancton sur ces trois phases, les bilans peuvent s'équilibrer alors que les relations instantanées sont déséquilibrées positivement ou négativement selon l'époque des pics. Cette modification du régime alimentaire au cours de la vie des organismes a été démontrée à un niveau trophique supérieur, pour *Palaemon serratus* chez qui l'activité amylasique atteint rapidement un niveau élevé durant le 2^e stade

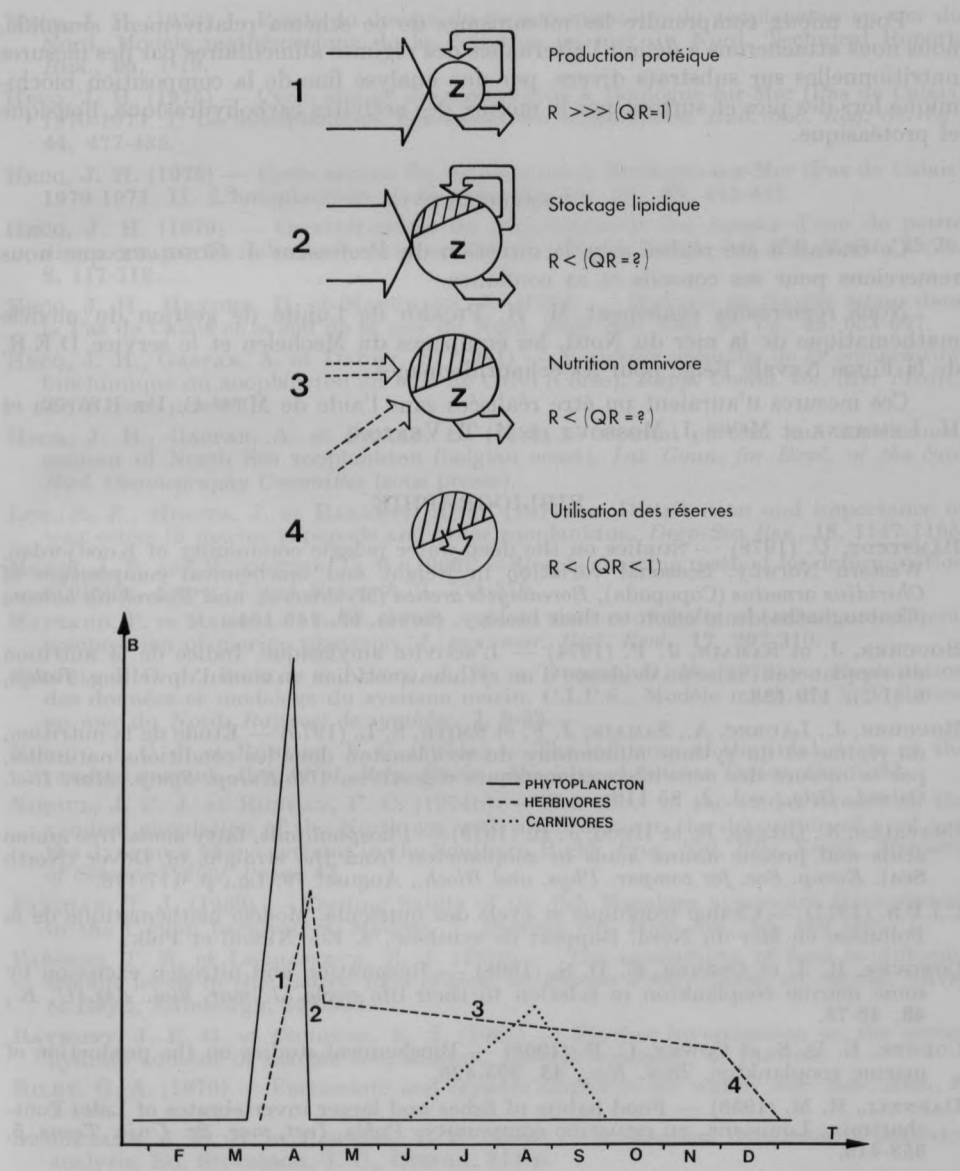


Fig. 4. — Essai de schématisation des relations phyto/zooplancton en baie sud de la mer du Nord (explication dans le texte).

Zoe alors que l'activité protéolytique n'apparaît que pendant le 5^e stade Zoe ou le stade Mysis (DARNELL, 1958; PANDIAN, 1969). En été, la diminution de la biomasse des herbivores peut être reliée à l'apparition des carnivores. En juin, les carnivores présents sont les Cladocères *Evdne nordmanni*, *Podon leuckarti* et *Podon intermedius* (HECQ, 1976); après le pic d'automne, ce sont les Chaetognathes (*Sagitta setosa*) (HECQ, 1976; HECQ *et al.*, 1975; HECQ, 1979), animaux à forte activité protéasique (BOUCHER *et al.*, 1975).

Pour mieux comprendre les mécanismes de ce schéma relativement simplifié, nous nous attacherons à définir l'alternance des régimes alimentaires par des mesures nutritionnelles sur substrats divers, par une analyse fine de la composition biochimique lors des pics et surtout par la mesure des activités carbohydrasique, lipasique et protéasique.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé sous la direction du Professeur J. GODEAUX que nous remercions pour ses conseils et sa confiance.

Nous remercions également M. H. PICARD de l'unité de gestion du modèle mathématique de la mer du Nord, les équipages du Mechelen et le service D.E.R. de la Force Navale Belge pour les échantillonnages.

Ces mesures n'auraient pu être réalisées sans l'aide de M^{mes} C. DE RIDDER et H. LEMMENS et M^{elles} J. MOSSOUX et M. T. VENZON.

BIBLIOGRAPHIE

- BÄMSTEDT, U. (1978) — Studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden, Western Norway. Seasonal variation in weight and biochemical composition of *Chiridius armatus* (Copepoda), *Boreamysis arctica* (Mysidacea), and *Eukrohnia hamata* (Chaetognatha) in relation to their biology. *Sarsia*, **63**, 145-154.
- BOUCHER, J. et SAMAIN, J. F. (1974) — L'activité amylasique. Indice de la nutrition du zooplancton; mise en évidence d'un rythme quotidien en zone d'upwelling. *Tethys*, **6** (1-2), 179-188.
- BOUCHER, J., LAUREC, A., SAMAIN, J. F. et SMITH, S. L. (1975) — Étude de la nutrition, du régime et du rythme alimentaire du zooplancton dans les conditions naturelles, par la mesure des activités enzymatiques digestives. 10th Europ. Symp. Mar. Biol. Ostend, Belg., vol. **2**, 85-110.
- CHAPELLE, S., GILLES, R. et HECQ, J. H. (1979) — Phospholipids, fatty acids, free amino acids and proteic amino acids in zooplancton from the straight of Dover (North Sea). *Europ. Soc. for compar. Phys. and Bioch.*, August. **79**, Lg., p. 177-178.
- C.I.P.S. (1977) — Chaîne trophique et cycle des nutriments. Modèle mathématique de la Pollution en Mer du Nord. Rapport de synthèse, **8**, Ed. Nihoul et Polk.
- CONOVER, R. J. et CORNER, E. D. S. (1968) — Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycle. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **48**, 49-75.
- CORNER, E. D. S. et COWEY, C. B. (1968) — Biochemical studies on the production of marine zooplankton. *Biol. Rev.*, **43**, 393-426.
- DARNELL, R. M. (1958) — Food habits of fishes and larger invertebrates of Lake Pontchartrain, Louisiana, an estuarine community. *Publs. Inst. mar. Sc. Univ. Texas*, **5**, 353-416.
- DUBOIS, M., GILLES, K. A., HAMILTON, P. A. R. and SMITH, F. (1956) — Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analyt. Chem.*, **28**, 350-356.

- FOLCH, J., LEES, M. and SLOANE STANLEY, G. H. (1956) — A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *J. Biol. Chem.*, **226**, 497-509.
- FREEMAN, N. K., LINDGREN, F. T., NG, Y. C. and NICHOLS, A. V. (1957) — Serum lipide analysis by chromatography and infrared spectrophotometry. *J. Biol. Chem.*, **227**, 449-464.
- HARVEY, H. W. (1950) — On the production of living matter in the sea off Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **29**, 97-137.
- HECQ, J. H. (1973) — Essais du dosage du taux respiratoire du zooplancton en mer du Nord. Modèle mathématique de la Pollution en mer du Nord. Technical Report, *Biol.*, **06**, 1-19.
- HECQ, J. H. (1975) — Cycle annuel du zooplancton à Boulogne-sur-Mer (Pas de Calais) 1970-1971. I. Le méroplancton. Ses variations saisonnières. *Bull. Soc. Roy. Sc. Lg.*, **44**, 477-485.
- HECQ, J. H. (1976) — Cycle annuel du zooplancton à Boulogne-sur-Mer (Pas de Calais) 1970-1971. II. L'holoplancton. *Bull. Soc. Roy. Sc. Lg.*, **45**, 443-457.
- HECQ, J. H. (1979) — Caractérisation du comportement des masses d'eau de petite dimension par les indicateurs zooplanctoniques. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **25/26**, 8, 117-118.
- HECQ, J. H., HEYDEN, D. et MOERMANS, R. (1976) — Biologie de *Sagitta setosa* dans le Pas de Calais et le sud de la mer du Nord. *Bull. Soc. Roy. Sc. Lg.*, **45**, 653-667.
- HECQ, J. H., GASPAS, A. et DAUBY, P. (1981) — Variation annuelle de la composition biochimique du zooplancton en baie de Calvi (Corse). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **27/28** (sous presse).
- HECQ, J. H., GASPAS, A. et PICARD, H. (1981) — Spatial pattern and biochemical content of North Sea zooplankton (belgian coast). *Int. Coun. for Expl. of the Sea. Biol. Oceanography Committee* (sous presse).
- LEE, R. F., HIROTA, J. et BARNETT, A. M. (1971) — Distribution and importance of wax esters in marine copepods and other zooplankton. *Deep-Sea Res.*, **18**, 1147-1165.
- MARSH, J. B. and WEINSTEIN, D. B. (1966) — Simple charring method for determination of lipids. *Journ. Lipid Research*, **7**, 574-576.
- MAYZAUD, P. et MARTIN, J. L. M. (1975) — Some aspects of the biochemical and mineral composition of marine plankton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **17**, 297-310.
- NIHOUL, J. C. J., PICHOT, G., HECQ, J. H. et DUBOIS, D. M. (1972) — Exploitation des données et modelage du système marin. C.I.P.S., Modèle math. de la Pollution en mer du Nord. *Rapport de synthèse*, **2**, 9-33.
- NIHOUL, J. C. J. et RONDON, F. C. (1974a) — The influence of the tidal stress on the residual current. *Prog. Nat. Belg. Envir., Ministry of Science Policy, Rapp.* **32**.
- NIHOUL, J. C. J. et RONDON, F. C. (1974b) — The effect of the « tidal stress » on the residual circulation of the North sea with application to the deposition of mud and the dynamics of eco-systems in the Southern Bight. *Prog. Nat. Belg. Envir., Ministry of Science Policy, Rapp.* **42**.
- PANDIAN, T. J. (1969) — Feeding habits of the fish *Megalops cyprinoids* BROUSSONET in the Cooum backwaters, Madras. *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, **65**, 569-580.
- PARSONS, T. R. et LEBRASSEUR, R. J. (1970) — The availability of food to different trophic levels in the marine food chains. In *Marine Food Chains*, ed. Steele, Oliver et Boyd, Edinburgh, 325-343.
- RAYMONT, J. E. G. et CONOVER, R. J. (1961) — Further investigation on the carbohydrate content of marine zooplankton. *Limnol. oceanogr.*, **6**, 154-164.
- RILEY, G. A. (1970) — Particulate and organic matter in sea water. *Adv. mar. Biol.*, **8**, 1-118.
- STRICKLAND, J. D. H. et PARSONS, T. R. (1968) — A practical handbook of seawater analysis. Ed. Stevenson, J. C., Ottawa, 311 p.
- SCHACTERLE, G. R. and POLLACK, R. L. (1973) — A simplified method for the quantitative assay of small amounts of protein in biologic material. *Analyt. Biochem.*, **51**, 654-655.